

стальных члеников яйцеклада (рис. 2, 6, 7). Параметры самцов на IX сегменте брюшка, состоят из 1 + 5 члеников. Пенис почти не выступает за вершины парамер (рис. 2, 8). В апикальной части он удлинненно-конусовидный с закругленной вершиной, множеством мелких шиповидных хет и более длинными хетами по краю. Базальный членик пениса в 1,4 раза короче терминального.

Материал. Голотип ♂ (в препаратах), Южный Берег Крыма, окр. с. Лучистое, 800—900 м, полынно-ковыльная степь, 17.VII 1979. Паратипы: 5 ♂, 3 ♀ (1 ♀ в препаратах), 10 juv., там же; 7 juv., окр. с. Ботаническое, склон восточной экспозиции, безлесный участок со злаками, 1000 м, 8.VII 1979; 1 juv., Никитская яйла, нагорно-луговая степь, под камнями (В. Каплин).

*M. europaeus* sp. n.— первый вид рода *Machilanus* Silv., обнаруженный в Европе. Ближайшие находки видов этого южнопалеарктического рода известны из Израиля и Афганистана. *M. europaeus* легко отличается от близких видов отсутствием мелких прижатых пигментированных щетинок на максиллярных и лабиальных щупиках самцов.

Большинство исследованных видов щетинохвосток на южном побережье Крыма тесно связаны с высотной поясностью растительного покрова. В нижнегорном поясе дубово-можжевелевых лесов преобладает *Allacrotelsa kraepelini*. Для среднегорного пояса дубовых и сосновых лесов характерен *Petrobius crimaesus*. В верхнегорном степном поясе обычен *Machilanus europaeus*, распространенный в нагорно-луговых, ковыльных и полынно-ковыльных степях. В этом же поясе изредка попадает *Machilinus rupestris*. С запада на восток от Ялты к Судаку по мере увеличения сухости климата обилие *A. kraepelini* и *M. europaeus* увеличивается, а *P. crimaesus* уменьшается. Связанная с муравьями щетинохвостка *Atelura formicaria* встречается от дубово-можжевелевых лесов до нагорно-луговых степей яйл.

SUMMARY. The data on morphology, occurrence and habitat distribution of six species of Thysanura (families Nicoletiidae, Lepismatidae, Meinertellidae and Machilidae). Two species are described as new. *Petrobius crimaesus* sp. n.— type-material: holotype-male, Crimea, Southern Black Sea coast, Botanicheskoye; paratypes: 20 ♀, 8 ♂, 7 juv.; *Machilanus europaeus* sp. n.— type material: holotype-male, Crimea, Southern Black Sea coast, Luchistoye, 800—900 m; paratypes: 4 ♀, 5 ♂, 18 juv.; *Atelura formicaria* Heyd., *Allacrotelsa kraepelini* (Esch.) and *Machilinus rupestris* (Lucc.) are for the first time found in the U.S.S.R. territory.

Римский-Корсаков М. Н. Thysanura — Щетинохвостки. В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. М.; Л.: Сельхозгиз, 1948, с. 39—41.

Wygodzinsky P. Beitrag zur Kenntnis der Machilida und Thysanura der Türkei.— Opuscula Entomol., 1959, 24, N 1—2, S. 36—54.

Репетекская песчано-пустынная станция  
Института пустынь Туркменской ССР

Получено 19.07.82

УДК 569.735.3.282.247.32

Н. Г. Белан

## ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЙ СЕВЕРНЫЙ ОЛЕНЬ ПОДНЕПРОВЬЯ

Судя по остеологическим материалам из позднепалеолитических стоянок, северный олень был обычным компонентом фауны Поднепровья. На Десне он добывался чаще, чем на Днепре, однако в значительно меньших количествах, чем на Днестре и Южном Буге (Бибикова, Белан, 1979). В сборах из Поднепровья вид представлен всеми частями скелета. Имеется также небольшое число костей без эпифизов и нижние челюсти с молочными зубами. Однако остатки телат-сосунков ни разу не были зафиксированы.

Этот факт послужил основанием для вывода о пребывании северных оленей в Поднепровье только в осенне-зимний период (Пидопличко, 1951, 1969, 1976). Новые материалы позволяют дать иную интерпретацию. Так, на стоянке Гонцы Полтавской обл. в 1977 и 1979 гг. из двух ям были извлечены 10 фрагментов черепов. По форме височной ямки (Соколов, 1937), лобно-теменного шва, рогового пенька (Bouchud, 1966), степени развития глоточных бугров на основной кости 8 из них принадлежали самкам в возрасте 4 лет и старше, 1 — молодой самке и 1 — самцу 3 лет (рис. 1). Все фрагменты были с роговыми пеньками, рога отпали. Этот признак дает возможность установить сроки добычи животных. Если взрослые самцы бывают безрогими довольно продолжительное время, с ноября—декабря по март—апрель, то взрослые самки сбрасывают рога после отела, в конце мая — в июне, и в июне же у них начинают отрастать новые рога. Молодые самцы сбрасывают рога несколько позже взрослых самцов, а яловые самки — в марте — апреле, но у них сразу начинают отрастать новые рога (Флеров, 1952; Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961; Баскин, 1976; Семенов-Тянь-Шанский, 1977). Таким образом, черепа из Гонцов принадлежали животным, добытым в весенне-летний период. Кроме черепов в Гонцах, Мезине и других стоянках обнаружены рога самцов как сброшенные, так и с фрагментами черепов, что указывает на обитание оленей и в осенне-зимний период. Следовательно, можно сделать вывод, что северные олени в пределах Украины обитали в течение всего года, причем это могли быть разные стада, как показал Бушу. (Bouchud, 1966) при изучении позднелепестовых оленей Франции.

Для морфометрической характеристики использованы костные остатки северного оленя из стоянок рассматриваемого региона: Мезин, Гонцы, Довгиничи, Чулатов, а также Молодова V и Вороновицы, расположенных на Среднем Днестре, и Владимировки в бассейне Южного Буга. Северный олень по характеру рогов относится к типу *Cylindricornis*: все рога имели прямой длинный ствол цилиндрической формы почти без

Таблица 1. Размеры черепов позднелепестового северного оленя

Признак	n	Lim	M
Межглазничная ширина наименьшая	3	87,0—91,0	88,3
Ширина лба между наружными сторонами роговых пеньков	5	83,5—94,0	87,7
Наибольшая ширина мозговой части черепа	5	89,0—95,5	91,4
Мастоидная ширина	6	100,0—105,5	102,25
Наибольшее расстояние между наружными краями затылочных мыщелков	6	61,5—68,5	64,58
Наименьшая ширина затылочного отверстия	7	24,0—28,5	26,21
Высота затылочного отверстия	5	20,0—25,5	23,3
Высота затылочной плоскости	6	68,5—77,5	73,67
Наименьшая высота мозговой коробки	4	70,5—78,5	74,0
Длина височной ямки	6	69,5—82,5	77,67
Ширина височной ямки	6	40,0—49,0	43,92
Наибольшая длина основной кости	7	60,0—64,5	62,4
Наибольшая ширина ее	7	37,0—45,5	40,5
Наибольший диаметр рогового пенька	5	18,0—23,5	21,9
Наименьший его диаметр	5	18,0—22,5	19,5
Длина ряда коренных	4	98,0—104,5	100,13
Длина ряда премоляров	6	45,0—48,0	47,58
Длина ряда моляров	7	49,5—56,5	52,79

изгиба, 1-й надглазничный отросток есть у всех, 1-й задний отросток развит в разной степени — от бугорка до отростка длиной в 85 мм, 2-й надглазничный отросток довольно массивный. Размеры 5 измеренных экземпляров рогов укладываются в максимальные размеры таковых позднелепестовых стоянок Ангары (Ермолова, 1978).

Сохранившиеся мозговые части черепов небольших размеров (табл 1). К сожалению, наши материалы почти не сопоставимы с опубликованными промерами 8 черепов самцов из позднего плейстоцена Евразии и 6 черепов из отложений висконсина на Аляске (Flerov, 1934; De-

gerbl, Krog, 1961; Bouchud, 1967). На черепках из Гонцов не сохранились лицевые части и поэтому совпадают только 4 промера. Поскольку северным оленям присущ резкий половой диморфизм в размерах, а в нашем распоряжении были в основном черепа самок, то этим и объясняются их более мелкие размеры. Так, например, мастионная ширина черепов из Гонцов максимально достигает 105,5 мм, этот же признак черепа

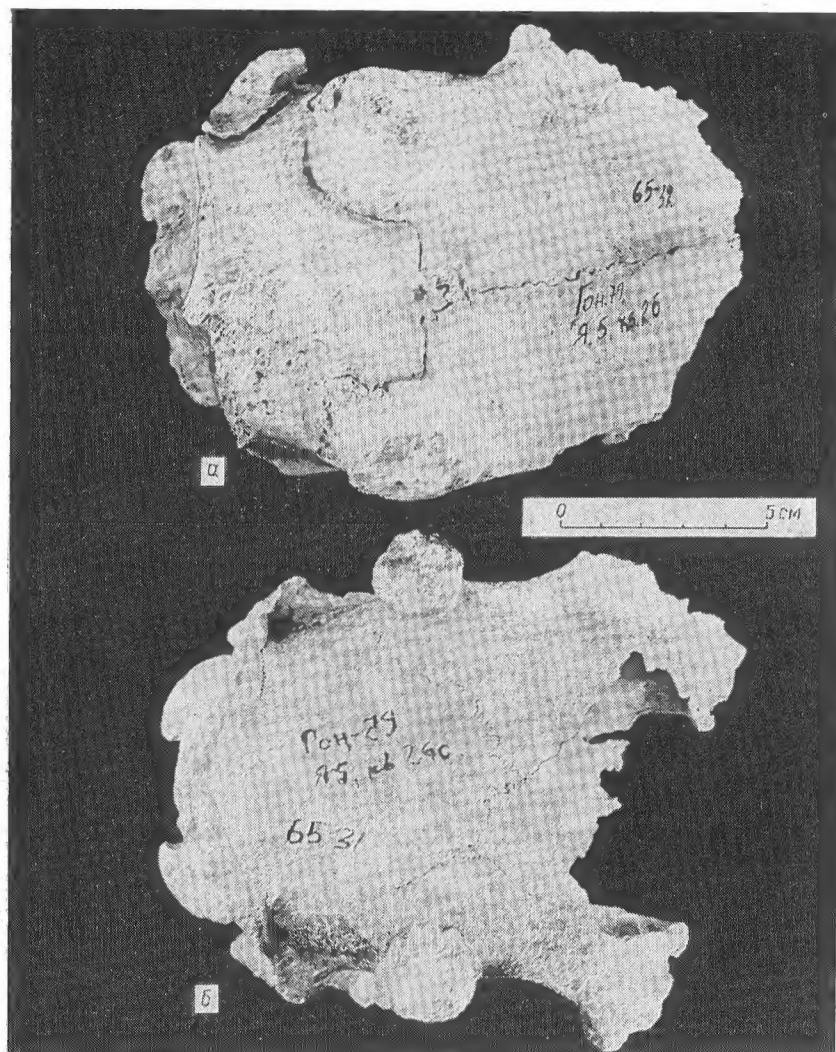


Рис. 1. Череп позднелейстоценового северного оленя (Гонцы):  
а — самца; б — самки.

из Фуа (Франция) — 125 мм, двух черепов из Дании — по 137 мм, черепа с Аляски — 124—145 мм. Межглазничная ширина черепов из Гонцов составляет 87—91 мм, а 3 черепов из Франции и Дании — 121—134 мм. Коренные зубы крупные, зубной ряд значительно длиннее, чем у современных, относительно крупнее премолары. Премоларно-моларный индекс у субфоссиальных в среднем составлял 89,25, а у современных — 85,9 %. Сравнение с черепами рецентных тундровых оленей из коллекции Зоологического института АН СССР показало, что у черепов из Гонцов, по-видимому, в среднем были несколько уже лобная и затылочная части. Височная ямка у ископаемых широкая. Роговые пеньки тонь-

ше и более округлые:

Диаметр, мм	Гонцы Lim	М	Рецентные Lim	М
наибольший	18,0—23,5	21,9	21,5—30,5	26,3
наименьший	18,0—22,5	19,5	17,0—30,0	22,9

Все исследователи отмечают более длинные нижние зубные ряды у ископаемых северных оленей. Кроме того, известно, что у плейстоценовых датских оленей (1 экз. из Виллестофта) нижняя челюсть более высокая и массивная (Degerbøl, Krog, 1959). У позднплейстоценовых северных оленей из Северной Америки (серия из 28 экз.) зубы крупнее, а диастема короче, чем у современных (Banfield, 1961), короткая диастема и у двух самок из Франции. Только у самца из Виллестофта диастема длинная.

К сожалению, в нашем распоряжении нет целых нижних челюстей. Однако небольшая серия фрагментов из стоянок Украины \* (табл. 2,

Таблица 2. Размеры нижней челюсти позднплейстоценового северного оленя

Признак	п	Самки		Самец
		Lim	М	
1. Высота диастемы наименьшая	6	14,0—18,0	16,58	19,5
2. Высота впереди P <sub>2</sub>	6	24,5—31,0	28,50	35,5
3. Высота между P <sub>4</sub> и M <sub>1</sub>	1	30,0	—	—
4. Толщина челюсти на уровне P <sub>4</sub> —M <sub>1</sub>	1	20,5	—	—
5. Длина диастемы (I <sub>3</sub> —P <sub>2</sub> )	5	70,0—78,0	74,20	90,0
6. Альвеолярная длина ряда коренных	2	108,5; 119,0	—	—
7. То же премоляров	7	45,0—51,0	47,93	45,5
8. То же ряда моляров	3	64,0—68,0	66,50	—
9. Длина P <sub>4</sub>	3	17,0—19,0	18,17	17,0
10. Длина M <sub>3</sub>	7	23,0—27,0	25,43	—
11. Индекс 2 : 5, %	5	32,7—40,0	38,16	39,4
12. Индекс 5 : 6, %	2	61,3; 69,1	—	—
13. Индекс 5 : 7, %	4	158,7—167,7	162,68	200,0
14. Индекс 7 : 6, %	2	42,4; 42,4	—	—
15. Индекс 8 : 6, %	2	57,1; 59,0	—	—
16. Индекс 7 : 8, %	2	71,9; 74,3	—	—

Примечание: в графе «Самки» учтены промеры 4 челюстей самок и 4 челюстей с несохранившейся диастемой от особей, пол которых не установлен.

рис. 2) дает возможность сделать некоторые выводы об особенностях строения нижних челюстей позднплейстоценовых оленей. Сравнение проводилось с челюстями современных тундровых оленей из коллекции ЗИН АН СССР. У позднплейстоценовых оленей диастема более короткая и высокая. Отношение ее высоты к длине на уровне P<sub>2</sub> составляет у самок 32,7—40,0, у самца 39,4 %, а у современных соответственно 24,1—31,2 и 26,3—31,5 %. У плейстоценовых диастема значительно короче зубного ряда и у самок она равна ряду P<sub>2</sub>—M<sub>1</sub> или P<sub>2</sub>—1/2 M<sub>2</sub>. У рецентных самок диастема равна ряду P<sub>2</sub>—1/3 M<sub>3</sub> или P<sub>2</sub>—2/3 M<sub>3</sub>. У самки лесного оленя из Карелии диастема длиннее зубного ряда. У ископаемых самок диастема превышает ряд премоляров в 1,5—1,7 раза, у самцов — в 2 раза; у современных диастема длиннее ряда премоляров в 2—2,5 раза у самок и в 2,5—3 раза у самцов. У плейстоценовых северных оленей Украины, как и у современных, проявляется половой диморфизм в длине диастемы — у самок она короче. Тело нижней челюсти у ископаемых абсолютно выше, однако по фрагментам, которыми мы располагаем, ко-

\* Сходные размеры по длине нижнего зубного ряда P<sub>4</sub>, M<sub>2</sub>, M<sub>3</sub> и высоте челюсти имели северные олени Подолии и Прикарпатья (по данным К. А. Татарникова, приведенным в докторской диссертации «Фауна неогеновых и антропогеновых позвоночных Подолии и Прикарпатья, ее история и современное состояние», Львов, 1969, табл. 72).

эффицент вычислить трудно. Дегербёл, собрав все литературные данные по размерам последнего моляра плейстоценовых северных оленей Западной Европы, показал, что  $M_3$  у них был значительно крупнее, чем у современных. Олени с территории Украины по размерам последнего моляра полностью попадают в группу ископаемых, у которых длина  $M_3$  колеблется от 22 до 28,5 мм.

Таким образом, у позднплейстоценовых северных оленей нижняя челюсть более массивная, как правило, с более короткой диастемой и

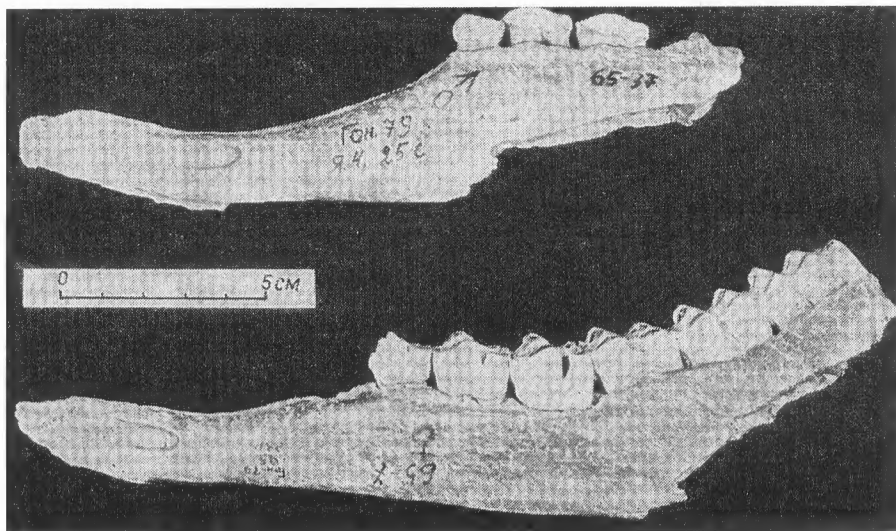


Рис. 2. Нижняя челюсть позднплейстоценового северного оленя (Гонцы):

а — самка; б — самки.

более крупными зубами, чем у современных. По-видимому, перечисленные признаки в основном отражают особенности корма. Позднплейстоценовые северные олени питались, вероятно, травянистой растительностью, богато развитой в это время (Артюшенко, Ломаева, 1973). И это, по нашему мнению, подтверждает высказывание К. К. Флерова (1952) о том, что у палеолитических и частично неолитических северных оленей зубы были еще не столь специализированы к питанию лишайниками, как у современных. Кроме того, укороченность диастемы может быть связана и с высотой животного, обусловленной, в свою очередь, толщиной снежного покрова. Так, среди современных северных оленей более короткая диастема характерна для коротконогих шпицбергенских оленей, в то время как у лесных диастема наиболее длинная.

Кости посткраниального скелета в основном представлены фрагментами, целыми оказались одна пястная (Довгиничи), таранные, пяточные, I и II фаланги. Так как на каждой стоянке костей было немного, а особых различий между ними не было, в таблице объединены размеры оленей из Подесенья (Мезин, Чулатов, Довгиничи), Поднепровья (Гонцы), Поднестровья (Молодова V, Вороновица), Побужья (Владимировка).

Размеры пястной кости, принадлежавшей самке, меньше, чем известные немногочисленные пястные кости самцов и самок северных оленей позднего плейстоцена (табл. 3). Но они остаются в пределах изменчивости или даже превышают размеры пястных костей самок современных подвидов *R. t. tarandus* и *R. t. groenlandicus* (Banfield, 1961). Пястная кость самца из аллювия Днепра (Канев) значительно крупнее, длина ее 204 мм, что попадает в пределы изменчивости для плейстоценовых и для рецентных самцов тех же подвидов. I и II фаланги представлены сериями из трех стоянок: Мезин, Гонцы, Молодова V. Фаланги, особен-



Таблица 3. Размеры костей конечностей позднплейстоценового северного оленя

Признак	n	Lim	M	$\pm_m$	$\sigma$	C
Передняя конечность						
Лопатка						
Длина суставного конца	14	42,0—51,5	46,6	0,70	2,50	5,4
Наибольший диаметр						
суставной впадины	13	35,0—40,5	40,1	1,08	3,80	9,5
Малый диаметр ее	13	25,0—35,0	30,7	0,75	2,63	8,6
Плечевая						
Ширина дистального конца	5	44,5—50,5	47,2	1,48	2,96	6,3
Ширина дистального блока	6	41,5—47,5	44,0	1,09	2,45	5,6
Лучевая						
Ширина верхнего конца	10	43,0—50,5	44,9	0,87	2,60	5,8
Ширина нижнего конца	9	39,5—47,5	42,5	1,05	2,97	7,0
Ширина нижней суставной						
поверхности	10	36,0—44,5	39,1	0,86	2,59	6,6
Пястная						
Ширина нижнего конца	11	34,5—41,0	37,9	0,64	2,01	5,3
I фаланга						
Наибольшая длина	18	45,0—52,0	48,1	0,53	2,20	4,6
Ширина верхнего конца	18	20,0—23,5	21,7	0,22	0,89	4,1
II фаланга						
Наибольшая длина	19	31,0—40,0	36,0	0,57	2,43	6,8
Задняя конечность						
Бедренная						
Ширина нижнего конца	4	55,0—65,5	59,0	2,82	4,88	8,3
Большая берцовая						
Ширина верхней суставной	5	58,0—64,0	61,2	1,06	2,13	3,5
поверхности						
Ширина нижнего конца	10	38,5—42,0	39,8	0,40	1,20	3,0
Таранная						
Латеральная длина	12	43,5—47,5	44,7	0,38	1,25	2,8
Медialная длина	15	40,0—44,5	42,2	0,34	1,29	3,1
Ширина головки	14	25,5—29,0	27,4	0,37	1,34	4,9
Пяточная						
Наибольшая длина	9	87,5—98,0	92,7	1,43	4,04	4,4
Плюсневая						
Ширина верхнего конца	4	28,0—32,0	29,4	1,04	1,80	6,1
Ширина нижнего конца	8	38,0—44,5	40,3	0,83	2,19	5,4
I фаланга						
Наибольшая длина	16	48,5—55,0	50,8	0,45	1,75	3,4
Ширина верхнего конца	15	19,5—22,0	20,6	0,25	0,94	4,6
II фаланга						
Наибольшая длина	18	33,0—42,0	36,4	0,55	2,27	6,2

но I, легко разделяются на передние и задние. Передние фаланги короче, массивнее, задние — выше и стройнее. I и II фаланги (особенно передние) из Мезина несколько крупнее — 49,8 мм, в то время как в Молодова V — 47,7, в Гонцах — 46,7 мм.

Сравнение наших данных с данными И. Е. Кузьминой (1971, 1975) и А. И. Давида (1980) показало, что северные олени Украины, Молдавии, Северного и Среднего Урала во второй половине позднего плейстоцена близки по размерам. В то же время они были мельче датского тундрового оленя. Его крупные размеры, более тяжелые рога, более длинная диастема, по-видимому, указывают на несколько отличающиеся условия существования оленей в Дании в самом конце плейстоцена (ранний дриас).

Анализируя размеры краниологических и посткраниальных остатков позднплейстоценового северного оленя, необходимо еще раз под-

черкнуть, что они четко отражают половой диморфизм, свойственный и современным подвидам. Это всегда нужно учитывать при работе с ископаемыми остатками данного вида.

Таким образом, северный олень, обитавший на Украине в позднем плейстоцене как минимум на подвиговом уровне отличается от современных и может быть отнесен к *Rangifer tarandus guettardi* (Desmarest) 1882 по системе Бэнфилда (Banfield, 1961). Лицевой отдел черепа у него укорочен, диастема короткая, зубы крупные, тело нижней челюсти высокое и утолщенное, рога самок тонкие и округлые, суставы конечностей расширенные, метаподии средней длины. Позднеплейстоценовые северные олени, по-видимому, в значительной степени были адаптированы к питанию степной растительностью и обитанию в местностях с невысоким снежным покровом, в то же время они еще не были так высоко специализированы к питанию лишайниками, как современные.

SUMMARY. Late Pleistocene reindeer remnants of the Dnieper area described as compared with materials from other localities in the Ukraine. The reindeer of the Ukraine belongs to *Rangifer tarandus guettardi* (Desmarest, 1822): facial part of the cranium short, diasteme short, teeth large, lower jaw body high and incassate, female horns thin and ovoid, extremity joints wide, metapodia of medium length. Suggested habitat: grassland with thin snow cover.

Артюшенко О. Т., Ломаева Е. Т. До історії розвитку рослинного покриву України в антропогені.— В кн.: Випокні фауна і флора України. К.: Наук. думка, 1973, вип. 1, с. 92—103.

Баскин Л. М. Поведение копытных животных.— М.: Наука, 1976.— 295 с.

Бибикова В. И., Белан Н. Г. Локальные варианты и группировки позднепалеолитического териокомплекса Юго-Восточной Европы.— Бюл. Моск. о-ва испытателей природы, отд-ние биол., 1979, 84, вып. 3, с. 3—14.

Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза.— М.: Высшая школа, 1961.— Т. I. Парнокопытные и непарнокопытные.— 776 с.

Давид А. И. Териофауна плейстоцена Молдавии.— Кишинев: Штиинца, 1980.— 188 с.

Ермолова Н. М. Териофауна долины Ангара в позднем антропогене.— Новосибирск: Наука, 1978.— 222 с.

Кузьмина И. Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене.— В кн.: Материалы по фаунам антропогена СССР. Л.: Наука, 1971, с. 44—122.

Кузьмина И. Е. Некоторые данные о млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене.— Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода, 1975, 43, с. 63—77.

Пидопличко И. Г. О ледниковом периоде.— Киев: Изд-во АН УССР, 1951, вып. 2.— 263 с.

Пидопличко И. Г. Позднепалеолитические жилища из костей мамонта на Украине.— Киев: Наук. думка, 1969.— 163 с.

Пидопличко И. Г. Межиричские жилища из костей мамонта.— Киев: Наук. думка, 1976.— 240 с.

Семенов-Тянь-Шанский О. И. Северный олень.— М.: Наука, 1977.— 91 с.

Соколов И. И. Половозрастная и расовая изменчивость черепа дикого и домашнего северного оленя.— Сов. оленеводство, 1937, вып. 9, с. 9—102.

Соколов И. И. Копытные звери (Отряды Perissodactyla и Artiodactyla).— М., Л.: Изд-во АН СССР, 1959.— 640 с.— (Фауна СССР; Т. I. Вып. 3).

Флеров К. К. Кабарги и олени.— В кн.: Фауна СССР. Млекопитающие, Т. 1, в. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952.— 256 с.

Banfield A. W. A revision of the reindeer and caribou, genus Rangifer.— Natinal Museum of Canada Bulletin, 1961, N 177. Biol. ser. 66, p. 1—137.

Bouchud J. Essai sur le Renne et la climatologie du Paleolithique moyen et superieur. These de Doct. Sci. Nat. Paris 1959. Periqueux. 1966. 278 p. 59 fig., 13 T.

Bouchud J. Etude d'un crâne de Renne fossile (Rangifer Guettardi Desmarest) découvert dans le sud de la France.— Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés) Coll. Intern. C. N. R. S., N 163.— Paris: Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, 1967, p. 557—568.

Degerbol M., Krog H. The reindeer Rangifer tarandus L. in Denmark: zoological and geological investigations of the discoveries in Danish Pleistocene deposits.— Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk, 10 (4), Kobenhavn, 1959, 165 p.

Flerov C. C. A new palaeolithic reindeer from Siberia.— J. Mammology, 1934, 15 (3), p. 239—240.